

naster sepositus in hohem Grade regenerationsfähig ist. Wir haben verschiedene Naturregenerate (Fig. 3 und 4) dieser Species gefunden, auch oft verdoppelte Arme, an welchen nur der Ventralabschnitt mit allen Organen versehen war, während der dorsale einem Schlauch ähnlich war, den wir nach einem operativen Einschnitt des Armes erhalten haben, weshalb wir annehmen müssen, daß auch in der Natur solche Verdoppelungen der Arme als Folge einer bestimmten Verletzung entstehen.

Wichtigste Literatur.

- Cuénot, L., Contribution à l'étude anat. des Astérides. Arch. d. Zool. Exp. et Gen. 1887.
 Davydoff, C., Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig. LXIX. 2. 1901.
 King, H. D., Regeneration in *Asterias vulgaris*. Arch. f. Entwmech. Bd. VII. 1898.
 —, Further studies on Regen. in *A. vulgaris*. Ebenda. Bd. IX. 1900.
 Reichensperger, A., Beiträge zur Histologie und zum Verlauf der Regeneration bei Crinoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig. Bd. CI. Hft. 1/2. 1912.
 Richters, C., Zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei *Linckia*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig. Bd. C. Hft. 1. 1912.
 Schapiro, J., Über die Regenerationserscheinungen verschiedener Seesternarten. Arch. f. Entwmech. Bd. XXXVIII. H. 2. 1914.

2. Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte von *Sialis lutaria* L.

(Eine embryologische Untersuchung.)

Von Henrik Strindberg.

(Aus dem Zootomischen Institut der Hochschule zu Stockholm.)

(Mit 10 Figuren.)

eingeg. 6. August 1915.

Entwicklungsgeschichtlich sind die Neuropteren wenig bekannt, indem in den spätesten Jahrzehnten sich nur Patten (1884) und Tichomirowa (1890) mit der Embryologie dieser Insektenordnung beschäftigt haben¹. Am bedeutungsvollsten ist die Arbeit von Patten. Von ihm wurde ein Repräsentant der Unterordnung der Trichopteren, *Neophalax concinnus*, sowohl an Totalpräparaten als an Schnitten untersucht und soll in dieser Arbeit als Vergleichsobjekt verwandt werden, da die Angaben von Tichomirowa über die Embryologie von *Chrysopa perla* allzu mangelhaft sind, um in Betracht kommen zu können.

Mein Material besteht aus Eiern von *Sialis lutaria* und wurde in der Nähe von Stockholm eingesammelt. Die kleinen Eier, die in be-

¹ Vgl. Literaturverzeichnis. Die früheren Arbeiten über die Embryologie der Trichopteren, Phryganiden, kann ich hier ganz unberücksichtigt lassen. Ein historisches Resümee ist schon von Patten (1884) gegeben, l. c. 558.

kannter Weise für gewöhnlich an den Blättern verschiedener Wasserpflanzen angeklebt sitzen, müssen bei der Fixierung (Carnoy's Flüssigkeit) mit einer Nadel angestochen werden, da die Fixierungsflüssigkeit sonst nicht eindringen kann. Bei der Zerlegung in Schnitte habe ich eine Schnittdicke von 4μ verwandt und dann mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

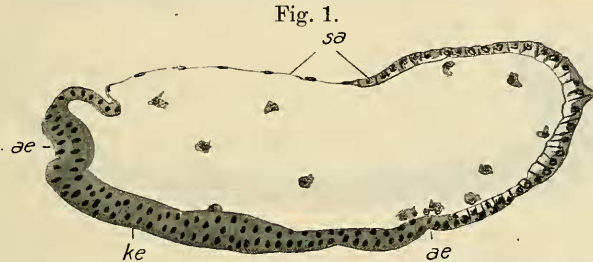
Die Eier von *Sialis* sind mit 2 Hüllen versehen, von denen die äußere ziemlich dick ist und sich in Eisenhämatoxylin blauschwarz färbt, während die sehr dünne innere Hülle ungefärbt bleibt. Letztere ist als *Membrana vitellina* zu bezeichnen. Der Dotter besteht aus Dotterkugeln verschiedener Größe und ist gleichförmig verteilt. Zwischen den Kugeln findet sich ein reichliches Plasma, das wie gewöhnlich auch eine Schicht an der Dotteroberfläche bildet. Der Furchungskern liegt etwa in der Mitte des Eies und ist konzentrisch von einem sehr großen Plasmahof umgeben. Bei den Teilungen des Furchungskernes und ihrer Abkömmlinge, die immer in indirekter Weise erfolgen, wird die Lage der sich teilenden Kerne von den Plasmahöfen ausgezeichnet, da die Chromosomen sehr kleine Bildungen sind und daher in dem umgebenden Plasma kaum hervortreten.

Die Strömung der Kerne gegen die Oberfläche des Dotters erfolgt unter zahlreichen Teilungen, die die Anzahl der Kerne beträchtlich vermehren². Die Dotteroberfläche wird von der Mehrzahl der Kerne etwa zu gleicher Zeit erreicht und die hier befindliche Plasmaschicht durch das von den Kernen herbeigeführte Plasma ziemlich verdickt. Im Innern des Dotters bleiben wie gewöhnlich unter den Insekten einige Kerne zurück. Durch fortgesetzte Teilungen bilden sie hier und da die bekannten »Dottersyncytien«. Die Verdickung der oberflächlichen Plasmaschicht scheint einen Einfluß auf die superfizielle Zerklüftung des Eies auszuüben, indem einerseits die Furchung dadurch tiefer greifen kann, anderseits die Blastodermzellen als langgestreckte Bildungen hervortreten.

Nach der Bildung des Blastoderms folgt in gewöhnlicher Weise die Differenzierung desselben. Das embryonale Blastoderm erhält schon von Anfang an eine große Ausdehnung. An der Ventralseite des Dotters bedeckt dasselbe etwa die zwei hinteren Drittel der Dotteroberfläche und schlägt sich auch über den hinteren Pol des Dotters, wie es aus dem medianen Sagittalschnitt Fig. 1 hervorgeht. In dem embryonalen Blastoderm, *ke*, können wir in diesem Stadium schon einige

² Durch die gegen die Dotteroberfläche hervordringenden Kerne nebst dem Plasma werden die superfiziell liegenden Dotterkugeln in Gruppen gesammelt, ähnlich wie es Blochmann (1887) für *Musca vomitoria* beobachtet hat.

Veränderungen bemerken, indem dasselbe stellenweise mehrschichtig erscheint, was im Zusammenhang mit der Bildung des unteren Blattes steht. Vorn und hinten ist das embryonale Blastoderm noch einschichtig. Die Bildung des unteren Blattes schreitet von hinten nach vorn und erfolgt durch Immigration oder durch eine schwach angedeutete Invagination in der Medianlinie der betreffenden Blastodermpartie. Polar, d. h. hinten in dem embryonalen Blastoderm, finden wir eine ziemlich starke Einstülpung, *ae*, die vorn bei *ae* ein Homologon hat. Diese Einstülpung hat mit der Bildung der Embryonalhüllen, nicht dagegen, wie man glauben könnte, mit der Bildung des unteren Blattes zu tun. Die Mehrschichtigkeit der eingestülpten Zellpartie kommt dadurch zustande, daß die Zellen hier wie nach innen strömen und die Kerne dabei in verschiedener Höhe zu liegen kommen. Die hintere Einstülpung ist zuerst gegen den Vorderpol gerichtet; bei der weiteren Entwicklung, die viel rascher als die der vorderen Einstülpung geht, dringt



Bedeutung der Bezeichnungen. *a*, Analöffnung; *ab*(?), Analblase(?); *ae*, Amnion-einstülpung; *am*, Amnion; *ant*, Antenne; *cbl*, Cardioblasten; *d*, Dotter; *dk*, Dotterkern; *do*, Dorsalorgan (frühere Serosa); *ds*, Dottersegment; *ekt*, Ectoderm; *ent*, Entoderm (Mitteldarmepithel); *fk*, Fettkörper; *ggl.oe*, Ganglion oesophagi; *ggl.fr*, Ganglion frontale; *gh*, Gehirn; *hd*, Hinterdarm; *hf*, Hüllenfalte, »Amnionfalte«; *k*, Koagulat; *ke*, Keimscheibe, embryonales Blastoderm; *km*, Kaumagen; *m*, Muskel; *md*, Mitteldarm; *mes*, Mesoderm; *mnd*, Mandibel; *pr(am)*, provisorischer Rückenverschluß (früheres Amnion); *sa*, Serosaanlage; *soek*, Subösophagealkörper; *ser*, Serosa; *tent*, Tentorium; *ub*, unteres Blatt; *uggl*, unteres Schlundganglion; *vd*, Vorderdarm.

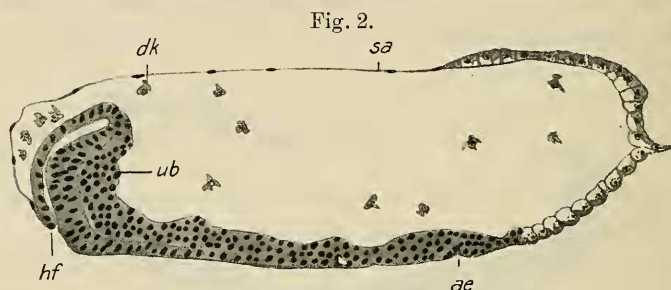
Für die Fig. 1—6 ist Oc. 4, Obj. 3 und 170 mm Tubenlänge, für die Fig. 7—9 Oc. 2, Obj. 7a und für die Fig. 10 Oc. 4, Obj. 3 verwandt. Verkleinerung $\frac{5}{6}$.

sie zwar eine Strecke weit in den Dotter hinein, ist aber nunmehr nach oben gerichtet, wodurch das in dem medianen Sagittalschnitt Fig. 2 dargestellte Verhältnis hervorgerufen wird. Die Einstülpungsmündung ist also hier nach unten gerichtet und liegt nicht länger polar, sondern ventral. Das Lumen der Einstülpung ist spaltenförmig geworden und weitet sich nur innen etwas aus. Durch die Einstülpung wird eine Falte, Fig. 2, *hf*, hervorgerufen, deren Innenblatt von großen, kubischen, deren Außenblatt von stark plattgedrückten Zellen aufgebaut ist. Dem Ursprung der beiden Blätter gemäß — von dem embryonalen bzw.

extraembryonalen Blastoderm — müssen wir die Falte als eine Amnionfalte (Hüllenfalte) bezeichnen. Zwischen den beiden Blättern findet sich eine kleine Partie der Dottermasse nebst einigen eingestreuten Dotterkernen, *dk*. Eine vordere Amnionfalte wird durch die vordere Einstülpung erst allmählich gebildet. Sie ist sehr viel kleiner als die hintere und liefert demgemäß nur eine kleine Partie des Amnions.

Aus dieser Beschreibung geht also hervor, daß bei *Sialis* das Amnion wie die seröse Hülle durch eine kleine vordere und eine große hintere Hüllenfalte (Amnionfalte), die in gewöhnlicher Weise einander begegnen und miteinander verschmelzen, gebildet wird.

Aus dem medianen Längsschnitt, Fig. 2, können wir auch bemerken, daß das untere Blatt, *ub*, hinten von dem oberflächlichen Zellverband, dem Ectoderm, scharf abgegrenzt ist, während dies nach vorn

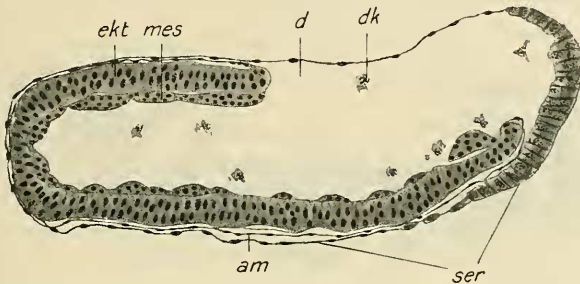


noch nicht der Fall ist, und daß dasselbe hinten eine ziemlich dicke Zellpartie bildet. Von hier aus lösen sich in diesem Stadium, besonders in den lateralen Teilen, zahlreiche Paracyten los und gehen unter den gewöhnlichen Degenerationserscheinungen an der Oberfläche des Dotters zugrunde.

Es bleibt uns noch übrig, etwas von dem extraembryonalen Blastoderm in diesen frühen Embryonalstadien zu erwähnen. In dem Stadium Fig. 1 scheint es bei oberflächlicher Beobachtung, als ob das embryonale Blastoderm sich auch über den Vorderpol des Dotters ausdehnen sollte. Diese letztere Blastodermpartie, die das ganze vordere Drittel der Dotteroberfläche bedeckt, besteht aus länglichen Zellen; vor allem ist dies genau polar der Fall, wo die Eischale den bekannten, zapfenförmigen Vorsprung bildet. Die Kerne der Zellen sind groß und scharf konturiert. Die betreffende Blastodermpartie stellt aber nur einen Teil des extraembryonalen Blastoderms dar, das hier sein früheres Aussehen noch beibehält, während der Rest desselben Zellverbandes schon in ein dünnes Plattenepithel umgewandelt ist (vgl. Fig. 1 u. 2, *sa*). Wir begegnen hier einem bei den Insekten seltenen Verhältnis, indem diese ursprüngliche Partie des extraembryonalen Blastoderms eine

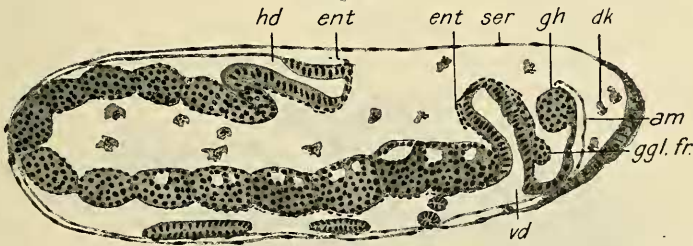
längere Zeit beibehalten wird, nachdem das ganze extraembryonale Blastoderm in gewöhnlicher Weise die seröse Hülle gebildet hat. Wir finden also nicht nur in der Anlage der serösen Hülle, sondern auch in der serösen Hülle selbst zwei voneinander wohl gesonderte Teile, von denen der eine an dem vorderen Eipol liegt und von cylindrischen Zellen aufgebaut ist, während der andre aus einem Plattenepithel besteht (vgl. Fig. 1—5, *sa* und *ser*).

Fig. 3.



Hinsichtlich des ersteren Zellverbandes liegt es auf der Hand, an eine Art »Dorsalorgan« zu denken, ähnlich wie wir es bei den Apterygoten, Collembola, kennen gelernt haben (vgl. z. B. Philipstschenko, 1912). Mit einem »Dorsalorgan« aber hat er in diesem Stadium sicher nichts zu tun, denn die betreffende extraembryonale Blastodermpartie ist primärer Natur und als ein Rest des ursprüng-

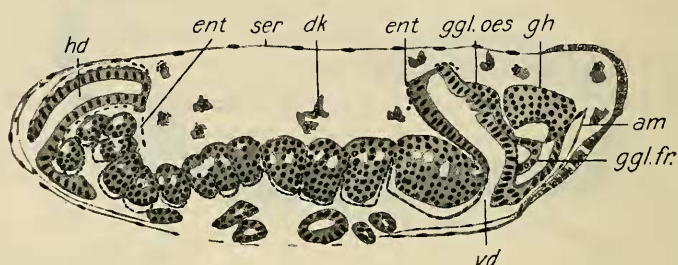
Fig. 4.



lichen Blastoderms zu betrachten, während dies bei den Collembola nicht der Fall ist. Für die Richtigkeit meiner Auffassung sprechen 2 Tatsachen; wir können nämlich erstens beobachten, daß der aus cylindrischen Zellen bestehende Teil des extraembryonalen Blastoderms allmählich eingeschränkt wird, je nachdem die beiden Amnionfalten sich entwickeln, indem dabei sicherlich durch Zugwirkungen die peripherischen Zellen der betreffenden Zellpartie abgeplattet und den plattgedrückten Zellen in dem Rest des extraembryonalen Blastoderms völlig ähnlich werden. Das Plattenepithel wird also auf Kosten des Cylinder-epithels in seiner Ausdehnung immer größer. Dies geht aus einem Ver-

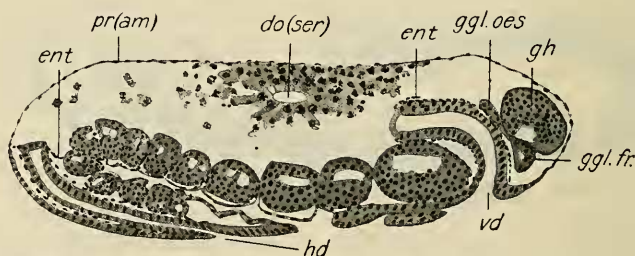
gleich zwischen den Figuren 1—5 ohne weiteres hervor. In der Fig. 3 finden wir ventral zwischen den cylindrischen und den plattgedrückten Zellen der serösen Hülle, *ser*, einige Zellen, die etwa die Mitte zwischen beiden halten, und in der Fig. 5 können wir dasselbe innerhalb des ersteren Zellverbandes beobachten, so daß hier die cylindrischen Zellen in 2 Portionen zerlegt erscheinen. In den beiden letzteren Fällen steht die Abplattung der cylindrischen Zellen wohl mit der Größenzunahme

Fig. 5.



des Embryos im Zusammenhang, da die Amnionfalten nunmehr nach der Bildung der beiden Embryonalhüllen verschwunden sind. Zweitens bildet sich gegen Ende der Embryonalzeit ein wirkliches »Dorsalorgan« durch Zusammenpackung der serösen Hülle aus [vgl. Fig. 6 u. 9 *do (ser)*]. Dasselbe ist bei *Sialis* sehr groß und schon an Totalpräparaten als ein rötlich gefärbter Fleck an der Dorsalseite des Embryos ersichtlich.

Fig. 6.



Wie bei den Isoptera, Orthoptera, Coleoptera u. a. wird das Dorsalorgan im Zusammenhang mit der später zu besprechenden Umrollung gebildet und dann rohrförmig in den Dotter eingestülpt, wo es bald unter deutlichen Degenerationserscheinungen völlig zugrunde geht (vgl. Fig. 6 u. 9). Das Rohr ist aber hier stark verkürzt und macht mehr den Eindruck einer kugelförmigen Bildung. In ähnlicher Weise wie die seröse Hülle wird auch das Amnion in den Dotter gedrängt, um hier ebenfalls zu degenerieren. Dagegen kommt es nicht zu einer rohrför-

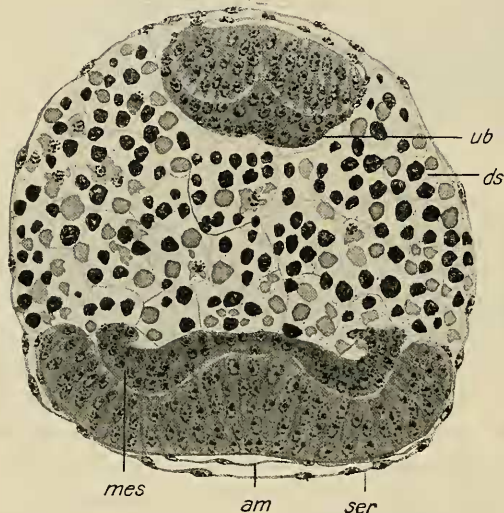
migen Einstülpung. Wir finden somit bei *Sialis* hinsichtlich des Schicksals der beiden Embryonalhüllen prinzipiell ähnliche Verhältnisse wie z. B. bei den Isoptera, Mallophaga und Orthoptera wieder.

Nach dieser vorgreifenden Beschreibung über die Entstehung und Verwendung der Embryonalhüllen bei *Sialis* ist hier auch etwas über dasselbe Thema bei den Trichopteren, Patten (1884), zu erwähnen. Über die Entstehung der Amnionfalten bei *Neophalax* sagt Patten folgendes: »In actual section the appear like simple folds of the blastoderm (Pl. XXXVIB, figs. 8 and 9), which are raised on all sides of the embryonic area . . .« und weiter: »Pl. XXXVIB, fig. 8, represents a longitudinal section through the ventral plate, showing the head fold at *am''* and the tail fold at *am'*; the latter arises first, and grows more rapidly, often covering more than two thirds of the ventral plate before the lateral folds meet in the central line,« l. c. 568. Unsre Befunde stimmen also darin überein, daß die Schwanzfalte zuerst erscheint, sich rasch entwickelt und den größten Teil des Amnions liefert. Dagegen habe ich keine selbständigen Lateralfalten beobachten können, auch nicht, daß, wie es Patten angegeben hat, die Falten »a continuous, somewhat circular, elevation« bilden sollten. Wahrscheinlich ist es bei *Neophalax*, wie bei den Insecta amniota im allgemeinen, die eine Kopf- und eine Schwanzfalte besitzen, so daß die beiden Falten in der weiteren Entwicklung von vorn bzw. von hinten auf die Ränder des embryonalen Blastoderms, Keimscheibe, übergreifen und dadurch laterale Falten vortäuschen. Auch hinsichtlich des Schicksals der beiden Embryonalhüllen stimmen unsre Beobachtungen nicht völlig überein: »When the embryo has reached the condition represented in Pl. XXXVIA, fig. 14, the amnion and serosa, which have become confluent or, at least, closely united, rupture along the line of confluence, the free edges of the membranes being reflected back upon the sides and dorsum . . . They now concentrate on the dorsal portion of the yolk to form a rosette-shaped dorsal organ, which gradually disappears from the surface«, l. c. 586. Zwar bilden die beiden Embryonalhüllen auch bei *Sialis*, nach Verklebung und Zerreißan an der Verklebungsstelle einen provisorischen Rückenverschluß. Das Dorsalorgan besteht aber nicht, wie es Patten zu meinen scheint, aus den beiden früheren Embryonalhüllen, sondern nur aus der früheren Serosa, die zuerst in den Dotter eingestülpt wird, um dann von den Zellen des früheren Amnions gefolgt zu werden. Da die beiden früheren Hüllen miteinander immer in unmittelbarer Verbindung stehen, ist es aber sehr wahrscheinlich, daß einige der früheren Amnionzellen bei der Versenkung des Dorsalorgans mitgezogen werden können — dies habe ich wenigstens bei den Isoptera beobachten können; der weitaus größte Teil der früheren

Amnionzellen haben aber bei *Sialis* mit der Bildung des Dorsalorgans nichts zu tun [vgl. Fig. 6 u. 9, *do(ser)* und *pr(am)*].

Wir können jetzt zu dem Stadium Fig. 3 zurückkehren. Im Vergleich zur früheren Figur sind die Veränderungen bedeutend. Die beiden Embryonalhüllen, *am* und *ser*, sind in oben beschriebener Weise fertig gebildet. Der Embryo ist stark in die Länge gewachsen und schlägt mit der Schwanzpartie polar und dorsal, wo er fast die Hälfte der Dotteroberfläche bedeckt. Die Dotterballen nebst einigen Kernen,

Fig. 7.



die in dem früheren Stadium den Hinterpol bildeten, sind nunmehr weggedrängt, so daß der Embryo völlig superficial liegt (vgl. die Isoptera). In dem unteren Blatte, von dem Ectoderm ganz abgegrenzt, bemerken wir eine deutliche Segmentierung, die wie gewöhnlich von vorn nach hinten geschritten ist. Die verschiedenen Segmente des unteren Blattes treten an Längsschnitten als kleine Zellanhäufungen hervor, von

denen die vorderste ziemlich kräftig entwickelt ist. An Querschnitten durch Embryonen desselben Stadiums können wir aber beobachten, daß die Bildung der Cölomsäckchen schon im Gange ist. Wir finden einen solchen Querschnitt in der Fig. 7 wieder. Lateral ist jederseits im Ectoderm eine wenig ersichtliche Hervorwölbung zu sehen, die an der Innenseite von Mesoderm austapeziert ist. Die beiden Ränder des Mesoderms sind schon eine Strecke weit gegen die Medianlinie des Embryos gebogen, so daß die Cölomsäckchen bei *Sialis* in derselben Weise wie bei Isoptera, Mallophaga, manche Orthoptera u. a. durch Umbiegen der freien Außenränder gebildet werden. Die beiden Cölomsäckchenanlagen stehen jedoch noch eine Zeit immer miteinander median durch mehrere Zellen in Verbindung, die an den Längsschnitt als die erwähnten kleinen Zellanhäufungen hervortreten. Dorsal in demselben Querschnitt ist die Schwanzpartie des Embryos geschnitten. Das Mesoderm ist hier noch nicht in die Bildung der Cölomsäckchen eingetreten,

die also wie gewöhnlich auch bei *Sialis* von vorn nach hinten schreitet. Zuletzt können wir auch bemerken, daß eine sekundäre Zerklüftung des Dotters im Gange ist, obschon die Grenzlinien der verschiedenen Dottersegmente, *ds*, noch nicht überall deutlich hervortreten.

Hinsichtlich der Bildung des unteren Blattes, das Patten seiner Auffassung über den Wert der Dotterzellen gemäß als Mesoderm bezeichnet, stimmen unsre Beobachtungen im Prinzip überein. Dies ist dagegen nicht betreffs der Bildung der Cölomsäckchen der Fall, wenn ich Patten richtig verstanden habe. Darüber sagt Patten folgendes: »The Mesoderm . . .; it soon separates along the median longitudinal line, thus forming a pair of lateral mesodermic bands, each of which at the same time divides into segments or somites, which however, do not contain a lumen or body cavity as described by Hatschek and Kowalewsky, but are simply formed by the opposition of the cell layers, which later split into the splanchnic and somatic mesoderm«, l. c. p. 576.

Ob in dem unteren Blatte in diesem Stadium (Fig. 3) eine Differenzierung in Mesoderm und definitives Entoderm begonnen hat oder nicht, habe ich nicht bestimmt entscheiden können. Ich glaube aber nicht fehlzugehen, wenn ich behaupte, daß die vordere größere Anhäufung im unteren Blatte nicht nur mesodermale, sondern auch entodermale Elemente enthält, von denen erstere die mesodermale Bekleidung des später erscheinenden Vorderdarmes liefern, während letztere von dem blinden Ende desselben nach innen geschoben werden, um sich dann nach hinten als eine vordere Mitteldarmanlage auszudehnen. Hinten ist ein Homologon in der am meisten nach hinten gelegenen Anhäufung des unteren Blattes gegeben. Für die Richtigkeit der hier erwähnten Auffassung sprechen einige Verhältnisse, die im Zusammenhang mit der Bildung der Anlagen des Mitteldarmepithels erwähnt werden sollen.

Es bleibt uns noch übrig, die Entwicklung der verschiedenen Organsysteme aus den 3 Keimblättern zu behandeln.

Ectodermale Organsysteme.

1) Nervensystem.

Die Bauchganglienkeite besteht bei *Sialis* aus 16 Ganglienpaaren, die in gewöhnlicher Weise aus dem Ectoderm herausdifferenziert werden. Von diesen verschmelzen natürlich die drei vordersten zum unteren Schlundganglion, während die drei thoracalen immer selbständig und von vorn nach hinten kleiner werden. Die abdominalen Ganglien sind zehn, von denen die hinteren kleiner sind als die vorderen. Gegen Ende der Embryonalzeit verschmelzen die vier hintersten Ganglienpaare miteinander und bilden eine einheitliche Masse, die jedes der

sechs freien Ganglienpaare im Abdomen an Größe weit übertrifft (vgl. Fig. 10).

Die Krümmungen der Bauchganglienkette gehen aus einem Vergleich zwischen den Fig. 3—6 hervor. Wegen der Lage des Embryos über den Hinterpol des Dotters ist die Bauchganglienkette stark dorsal gekrümmt. Gerade polar befindet sich das 4. Ganglienpaar des Abdomens. Mehr nach hinten können wir im Stadium der Fig. 4 noch eine Krümmung der Bauchganglienkette beobachten. Es handelt sich hier um eine allerdings wenig tiefe Ventralkrümmung, die zwischen den beiden letzten Abdominalganglien liegt. Bei beginnender Umrollung des Embryos, Stadium Fig. 5, geht die oben erwähnte Dorsalkrümmung verloren, und die Ventralkrümmung rückt etwas nach vorn, so daß die Spitze der gekrümmten Partie des abdominalen Teiles der Bauchganglienkette von dem 8. Ganglienpaar eingenommen wird. Während der Umrollung rückt die Ventralkrümmung noch weiter nach vorn und befindet sich, wenn die Umrollung beendet ist, Stadium Fig. 6, so lang nach vorn geschoben, daß die Spitze der Krümmung von dem 5. Ganglienpaar eingenommen ist. In diesem Stadium ist daher der Schwanzteil des Embryos nach vorn stark umgeklappt und reicht mit der Spitze bis zur Hälfte des Embryos. Die weitaus größten Lageveränderungen bei der Umrollung finden wir also am Schwanzteil des Embryos, der rein superfiziell liegt, während der Kopfteil nur ein wenig nach vorn rückt und dabei die hier befindlichen Dottersegmente wegdrängt (vgl. Fig. 4—6).

Die Kette der übrigen Ganglien bilden während der Embryonalzeit eine nach unten leicht gebogene Linie. Bei den Larven dagegen tritt eine ziemlich starke Einknickung zwischen das untere Schlundganglion, das eine beträchtliche Größe besitzt, und dem 1. Thoracalganglion ein, während die starke ventrale Einknickung bei den älteren Embryonen hier völlig verloren gegangen ist (vgl. Fig. 10).

Die auffallend kräftige Entwicklung der Bauchganglienkette bei *Sialis* können wir auch hinsichtlich des Gehirns, des oberen Schlundganglions, bemerken. Dasselbe bietet in seiner Entstehung nichts Bemerkenswerthes dar und verhält sich bei den Embryonen wie bei den Insekten im allgemeinen. Bei den Larven dagegen wird die obere Schlundcommissur ziemlich stark in die Länge gestreckt und die beiden in dieser Weise voneinander entfernten Hälften des Gehirns nach unten gerückt. Wie wir unten sehen werden, werden diese Veränderungen in dem oberen Schlundganglion sehr wahrscheinlich von dem Vorderdarm bedingt, indem derselbe larval stark anschwillt und, blasenförmig hervorgetrieben, sich von hinten gegen das obere Schlundganglion drückt (vgl. Fig. 10). In dem letzteren treten jederseits die 3 Ganglienmassen, Proto-, Deuto- und Tritocerebrum, sehr deutlich hervor.

Das Eingeweidenervensystem besteht aus einem wohl entwickelten Ganglion frontale, das, wenn fertig gebildet, dicht von unten her an das obere Schlundganglion gedrückt liegt (vgl. Fig. 4—6, *ggl.fr.*). Nach hinten zieht ein kurzer und grober Nervus recurrens, der in einem zweiten und etwas später entstehenden Ganglion endigt. Letzteres ist der Lage gemäß als ein Ganglion oesophagi, *ggl.oes.*, zu bezeichnen³.

Die Angaben Pattens über die Entwicklung und definitive Beschaffenheit des Nervensystems bei den Phryganiden sind wenig eingehend. Wir können jedoch mit ziemlicher Sicherheit aus seinen Abbildungen von Totalpräparaten und Schnitten entnehmen, daß die Ganglien der Bauchkette in derselben Anzahl vorhanden sind wie bei *Sialis*, und daß die Bauchkette im Prinzip dieselben Einknickungen erfährt. Außerdem scheint das obere Schlundganglion mächtig entwickelt zu sein. Hinsichtlich des Eingeweidenervensystems liegen keine direkten Angaben vor. In Pl. XXXVIc, fig. 22, hat aber Patten einen medianen Längsschnitt durch einen *Neophalax*-Embryo abgebildet, der etwa meiner Figur 5 entspricht. Die beiden zu vergleichenden Embryonen befinden sich also im Stadium einer beginnenden Umrollung. Vorn in der Abbildung Pattens bemerken wir etwas unter und vor dem oberen Schlundganglion, hier mit *bn* bezeichnet, eine halbkugelförmige Partie gangliöser Natur, die unzweideutig mit einem Ganglion frontale zu identifizieren ist und also nicht dem oberen Schlundganglion zugerechnet werden kann. Für eine Homologie spricht die Größe und Lage des betreffenden Ganglions, die mit den Verhältnissen bei *Sialis* ganz übereinstimmen. Vielleicht findet auch das Ganglion oesophagi bei *Sialis* in der kleinen Zellanhäufung dorsal an dem distalen Ende des Vorderdarmes in derselben Abbildung über *Neophalax* ein Homologon.

2) Endoskelet des Kopfes.

Das Endoskelet des Kopfes bietet in seiner Entwicklung bei *Sialis* nichts Neues dar. Hier sei nur erwähnt, daß das Tentorium speziell bei den Larven sehr stark chitinisiert ist und als Anheftungsstelle für kräftige Muskeln dient. Die Querspange desselben tritt an Längsschnitten als eine plattgedrückte, graubraun gefärbte und etwas schräg gestellte Bildung etwas nach hinten und dorsal von der Vorderspitze des unteren Schlundganglions auf (Fig. 10, *tent*). Wohl entwickelt sind auch die Sehnen der *Mm. add. mandibulae*. Patten hat von dem Endoskelet des Kopfes bei *Neophalax* nichts erwähnt.

Die Entwicklung der übrigen ectodermalen Organsysteme, wie das

³ Die beiden Ganglien des Eingeweidenervensystems sind bei den Larven relativ viel kleinere Bildungen als bei den Embryonen.

Tracheensystem, die Oenocyten und die Drüsen, habe ich bei *Sialis* nicht näher studiert. Nach den Angaben Pattens bilden sich bei *Neophalax* Tracheen »in all the post-oral segments, with the exception of the last two or three abdominal . . . In the thorax and head the invaginations occur on the outer or dorsal sides of the appendages, the tracheae thus formed lose their connection with the exterior, and, increasing in length in an antero-posterior direction, fuse with each other and form common tracheal trunks on each side of the body« l. c. 583. Letzteres habe ich bei *Sialis* nicht beobachten können.

Die Oenocyten sind bei *Sialis* spärlich vorhanden; dagegen habe ich nicht Kopf- und Speicheldrüsen entdecken können. Bei *Neophalax* sind zwei kurze Einstülpungen an der Innenseite der Mandibeln von Patten als Speicheldrüsen, salivary glands, bezeichnet. Hier könnte man eher von Mandibulardrüsen sprechen, wie es Holmgren (1908) für die Termiten getan hat, und die Bezeichnung Speicheldrüsen, oder besser Labialdrüsen für die an der Oberseite der Unterlippe mündenden Drüsen reservieren. Letztere Drüsenbildungen sind auch bei *Neophalax* vorhanden und hier »spinning glands« genannt.

Mesodermale Organsysteme.

Die Bildung der Cölomsäckchen ist schon oben beschrieben worden. Hier brauche ich übrigens von den mesodermalen Organsystemen nur einiges über das Gefäßsystem und die Subösophagealkörper erwähnen.

In dem Gefäßsystem bildet sich das Dorsalgefäß wie gewöhnlich aus den beiden Reihen der Cardioblasten, die einander in Zusammenhang mit dem definitiven Rückenverschluß in der dorsalen Medianlinie begegnen. Die Cardioblasten sind sehr unscheinbare Bildungen und ähneln fast völlig den gewöhnlichen Mesodermzellen, ohne somit, wie bei den Insekten im allgemeinen, mit größeren Kernen und reichlicherem Plasma versehen zu sein (vgl. Fig. 9, *cbl*). Die Bildung des Herzens bietet sonst nichts Bemerkenswertes. Demgegenüber stehen die Angaben Pattens für *Neophalax*, indem nach ihm die Cardioblasten beim Begegnen in der dorsalen Medianlinie des Embryos »a solid cord of cells« bilden sollen, wo später ein Lumen entsteht. Dies braucht ja im Prinzip keine Abweichung von den Verhältnissen bei *Sialis* zu bedeuten, sondern weist wahrscheinlich nur darauf hin, daß die Cardioblasten bei *Neophalax* besonders plasmareich sind (vgl. Patten, Pl. XXXVIc, fig. 26 u. 30).

Die Bildung der Subösophagealkörper, *soek*, brauchen wir nicht näher zu studieren, da sie unzweideutig aus dem Mesoderm des Tritocerebralsegments entstehen. Wie bei den Isoptera, Mallophaga u. a. treten sie bei *Sialis* sehr gut an Querschnitten hervor, die durch die

Querspange des Tentoriums gelegt sind (vgl. Fig. 8, *tent.*, *soek.*) Sie stellen bei *Sialis* zwei selbständige Bildungen dar, die jederseits des Vorderdarmes liegen und nicht wie bei den Isoptera von einer ventral vom Vorderdarm ziehenden Brücke vereinigt werden. Die Kerne sind, wie das Plasma, schwach gefärbt. In dem letzteren machen sich die Zellgrenzen noch ziemlich deutlich bemerkbar. An Längsschnitten treten die Subösophagealkörper als rundliche Bildungen hervor und werden auch bei den ausgeschlüpften Tieren an derselben Stelle wie vorher beibehalten.

Auch bei den Phryganiden kommen die Subösophagealkörper unzweideutig vor. Sie scheinen jedoch hier aus sehr großen Zellen zu bestehen, die ventral von dem Vorderdarm liegen und, wie bei den Lepidoptera, ohne eigentliche Körper zu bilden. Patten hat sie z. B. in Pl. XXXVI B, fig. 19 und Pl. XXXVI c, fig. 22 mit *En.c.* bezeichnet und folgendermaßen beschrieben: »Exceedingly large vesicular cells, and probably of the same origin as those just described, are seen during this stage on the ventral side of the oesophagus, where it comes in contact with the yolk,« l. c. p. 585. Er betrachtet die betreffenden Zellen als »Dotterzellen«, die den Dotter verlassen haben, um sich an der oben erwähnten Stelle anzusammeln.

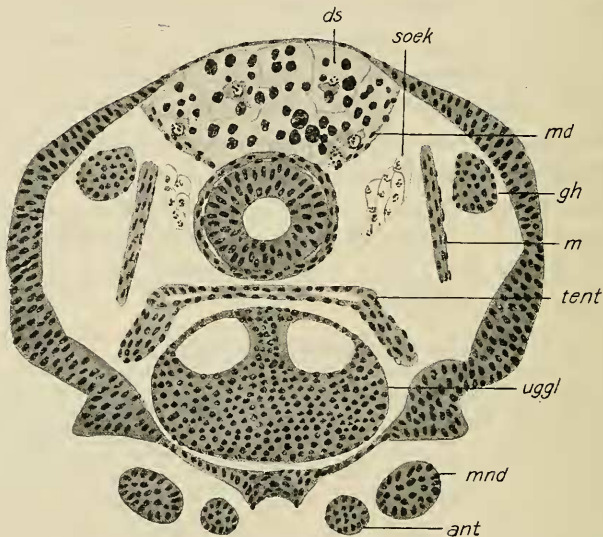
Entwicklung des Darmkanals.

Die beiden ectodermalen Darmteile entstehen wie gewöhnlich als Einstülpungen des Ectoderms. Die Vorderdarmeinstülpung erscheint etwas früher als die Hinterdarmeinstülpung. Beide sind aber schon von Anfang an mit Mesoderm bekleidet, das von der vordersten bzw. hintersten Anhäufung des unteren Blattes geliefert wird. Die beiden Einstülpungen wachsen rasch in die Länge (vgl. Fig. 4); die Bodenzellen werden stark abgeplattet und sind nur ectodermal, indem sich die hier früher befindlichen Mesodermzellen entfernt haben. Es gibt aber in diesem Stadium noch eine dritte Art von Zellen an dem Vorder- und Hinterdarm. Diese sind stark abgeplattet, färben sich in Eisenhämatoxylin nahezu schwarz und ziehen als ein Plattenepithel tütenartig über die blinden Enden der beiden betreffenden Darmabschnitte. Diese Zellen sind unzweideutig die definitiven Entodermzellen, die zur Bildung des Mitteldarmepithels bestimmt sind (vgl. Fig. 4—6, *ent*). Wir finden also bei *Sialis* in diesem frühen Stadium prinzipiell ganz dasselbe Bild, wie ich es selbst bei mehreren Insektenembryonen verschiedener Ordnungen, z. B. bei den Mallophaga, Dermaptera, Orthoptera und Nusbaum und Fulinski bei andern Orthoptera gefunden haben, so daß wir an einer Homologie nicht zweifeln können⁴.

⁴ Siehe Literaturverzeichnis!

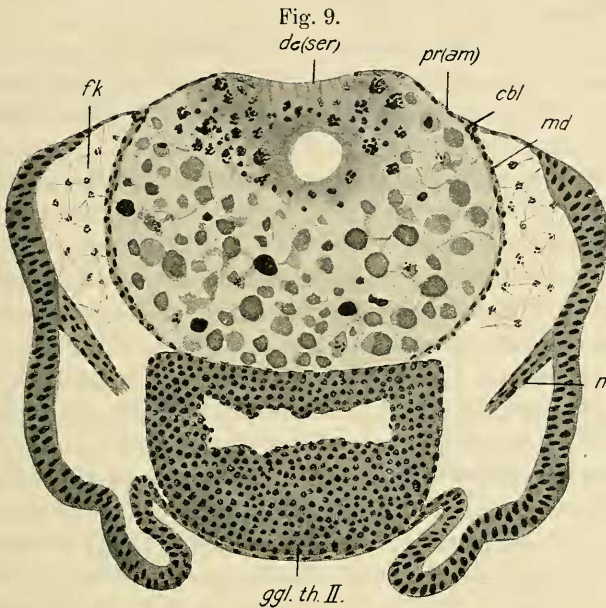
In dem folgenden Stadium, Fig. 5, wo der Embryo in Umrollung begriffen ist, finden wir am Vorderdarm, daß sowohl die ecto- als entodermalen Zellen an dem blinden Ende desselben voneinander gewichen sind, so daß der Abschluß des Vorderdarmes gegen den Dotter nur von einer plasmatischen Schicht gebildet ist. Ähnliches ist auch am Hinterdarm, obschon nur für die Entodermzellen, der Fall. Letztere bilden hier zwei dünne Lamellen, die in dorsaler bzw. ventraler Richtung ziehen (vgl. Fig. 5, *ent*). An lateralen Längsschnitten sind die Lamellen sehr viel länger und treten auch wohl entwickelt am Vorderdarm auf.

Fig. 8.



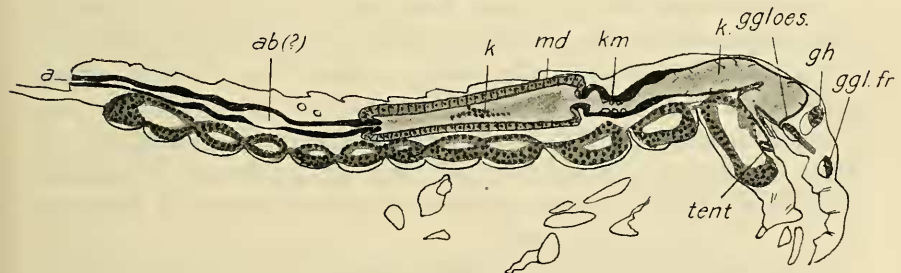
Sie sind hier auch doppelt, indem die Cölomsäckchen die zugehörige Muskelschicht des Mitteldarmes geliefert haben. In den folgenden Stadien begegnen sich die Lamellen zur Bildung des Mitteldarmes. Dabei ist zu bemerken, daß die Verschließung des Mitteldarmes zuerst dorsal zustande kommt, ein Verhältnis, das ich bei andern Insektenembryonen nur bei *Vespa vulgaris* wiedergefunden habe. Die Zellen des Mitteldarmepithels in der Nähe des Vorderdarmes schwellen dabei stark an, werden fast glashell und ordnen sich ringförmig, wie ich es auch bei den Mallophagenembryonen, *Gyropus* und *Trichodectes*, habe beobachten können. Die beiden Querschnitte Fig. 8 u. 9 veranschaulichen, wie die beiden Doppellamellen, *md*, die Dottermasse lateral halbmondförmig umgeben. Die dorsale Begrenzung des Dotters von seiten der beiden Doppellamellen wird später im Zusammenhang mit dem definitiven Rückenverschluß bewirkt. Die Querschnitte sind einem Embryo von demselben Stadium wie die Fig. 6 entnommen, wo dieselben Verhält-

nisse an einem medianen Längsschnitt wie im früheren Stadium Fig. 5 hinsichtlich des Darmkanals beibehalten werden. Deshalb tritt der Mitteldarm nur lateral auf, bildet aber hier eine überall zusammenhängende Doppelschicht, d. h. die Vereinigung der vorderen und hin-



teren Lamellen hat in diesem Stadium lateral im Embryo stattgefunden. Die spätesten Embryonalstadien bieten nichts Bemerkenswertes dar. Der Mitteldarm ist sehr groß und mit reichlichem Dotter gefüllt, wo

Fig. 10.



zunehmend die Grenzlinien zwischen den Dottersegmenten nicht mehr hervortreten. Eine Kommunikation zwischen den verschiedenen Darmteilen der *Sialis*-Embryonen wird erst am Ende der Embryonalzeit bewirkt. Noch bei den ausgeschlüpften Tieren wird Nahrungsmaterial in dem Mitteldarm beibehalten und dringt auch von hier aus in den Vorderdarm als ein körniges Koagulat ein (Fig. 10, k). Die Lage des

Mitteldarmes bei den Larven ist eine Zeitlang deutlich von einem rötlich gefärbten Fleckchen markiert, das sehr wahrscheinlich von der graubraun gefärbten Eischale stammt, denn ich habe bei den soeben ausgeschlüpften Embryonen zwischen den Mandibeln eine körnige, rötlich gefärbte Masse beobachten können, die sicherlich von der von den Embryonen zernagten Eischale herzuleiten ist; diese Masse wird wohl dann von den Larven vertilgt und ruft das oben erwähnte Verhältnis hervor; es kann hier nicht von den degenerierenden Zellen des »Dorsalorgans« die Rede sein, denn letzteres ist schon längst gänzlich verschwunden.

An Schnitten untersucht, können wir am Darmkanal der Larven einige Tatsachen beobachten, die hier Erwähnung finden sollen. Der Vorderdarm beginnt mit einem kurzen Stück, dessen Lumen von mehreren Längsfalten stark eingeengt ist. Dieses Stück reicht etwas nach hinten von der Querspange des Tentoriums. Dann wird der Vorderdarm sehr stark blasenförmig aufgetrieben und drückt sich dadurch, wie ich oben beschrieben habe, von hinten gegen das obere Schlundganglion. Dann biegt die betreffende Darmpartie scharf nach hinten und verbindet sich zuletzt, unter allmählicher Verschmälerung, mit dem Mitteldarm. Die Wände dieser aufgetriebenen Partie des Vorderdarmes sind sehr dünn und die Faltenbildungen, die auch hier vorkommen, als schmale Fetzen ausgebildet. In der Nähe des Mitteldarmes wird dieses Verhältnis abgeändert, indem die Falten grob werden und das Lumen dieser verschmälerten Partie beträchtlich einschränken. An der Innenseite der letzteren Faltenbildungen sind zahlreiche Chitinzähnnchen zu sehen, die an den Falten sitzen. Die betreffende Partie ist also als Kaumagen, *km*, zu bezeichnen. Mehr nach hinten werden die Chitinzähnnchen vermißt; der Vorderdarm weitet sich etwas aus und bildet zuletzt das innere Blatt der kurzen Ringfalte, die als *Valvula cardiaca* ein wenig in das Lumen des Mitteldarmes hervorspringt (vgl. Fig. 10).

Das äußere Blatt der Ringfalte wird von Zellen des Mitteldarmepithels gebildet. Sie sind sehr groß, kubisch oder länglich und besitzen je einen großen, hell gefärbten Kern. An der inneren Oberfläche tragen sie einen kurzen, aber deutlichen Stäbchensaum. Die Muskelschicht ist wenig ausgebildet, und die stark abgeplatteten Zellkerne liegen voneinander weit entfernt.

Am hinteren Ende des schmalen Mitteldarmes springt ganz wie vorn eine Ringfalte, aber in entgegengesetzter Richtung, in das Lumen hinein. Das Außenblatt der Ringfalte ist von Zellen des Mitteldarmepithels aufgebaut, während das Innenblatt von den Ectodermzellen des Hinterdarmes geliefert wird. Letzterer bildet ein ziemlich langes Röhrchen, dessen Lumen speziell hinten durch starke, in der Längsrichtung gehende Falten eingeengt ist. Etwas nach vorn geschoben

findet sich eine Erweiterung des Hinterdarmes, wo die Falten klein sind. Vielleicht stellt dies eine Analblase *ab*(?), wie sie z. B. bei den Isoptera, Mallophaga u. a. vorkommt, dar; Analdrüsen werden jedoch hier vermißt.

Nach dieser Darstellung über die Bildung des Darmkanals bei den *Sialis*-Embryonen und das Aussehen desselben bei den soeben ausgeschlüpften Tieren, bleibt uns noch übrig, etwas über die Entstehung der Anlagen des Mitteldarmepithels in den frühen Embryonalstadien zu berichten und dies mit der Darstellung Pattens über dasselbe Thema bei den Phryganiden zu verknüpfen.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, konnte ich die Vermutung aussprechen, daß vorn und hinten in dem unteren Blatte sich Zellen differenzieren, die zur Bildung des Mitteldarmepithels bestimmt sind und also als definitives Entoderm aufgefaßt werden müssen. Dafür sprechen speziell die Verhältnisse in dem hintersten Teil des Embryos. Wir finden hier nämlich im unteren Blatte und näher bestimmt in der hintersten Auflösung desselben (vgl. Fig. 3) 2 Zellschichten, von denen die eine an dem Ectoderm liegt und aus Mesodermzellen gewöhnlichen Aussehens zu bestehen scheint, während die andre eine einfache Schicht von plattgedrückten Zellen zwischen den Mesodermzellen und dem Dotter bildet. Letztere ist sehr wahrscheinlich die hintere Anlage des Mitteldarmepithels. Ganz ähnliche Bilder habe ich auch z. B. bei den Isoptera beobachtet, wo ich das Schicksal dieses plattgedrückten Zellverbandes habe verfolgen können. Im Gegensatz zu diesen Pterygoten bildet sich meiner Meinung nach das Mitteldarmepithel bei *Sialis* nicht von dem ganzen unteren Blatte, sondern nur von einer vorderen und hinteren Anlage. Die vordere Anlage sollte dann natürlich in der vorderen Anhäufung des unteren Blattes (vgl. Fig. 3) mit einbegriffen sein, ähnlich wie ich es schon oben dargelegt habe, und das Mitteldarmepithel bei *Sialis* also in prinzipiell derselben Weise wie bei der Mehrzahl der bisher untersuchten pterygoten Insekten gebildet werden. Wie dem auch sei, so ist es völlig ausgeschlossen, daß dabei die Dotterzellen oder Lamellen von dem ectodermalen Vorder- und Hinterdarm in Betracht kommen könnten.

Die Beobachtungen Pattens hinsichtlich der Bildung des Mitteldarmepithels bei *Neophalax* sind ganz gewiß fehlerhaft. Nach ihm gehen alle Furchungskerne, »cells«, bei der Blastodermbildung gegen die Oberfläche, so daß der Dotter nach dem Ablauf der Blastodermbildung keine Kerne mehr enthält. Von dem Blastoderm sollen nun Zellen sich ablösen und in den Dotter wandern, um hier die Dotter- oder Entodermzellen zu bilden, die dann das Mitteldarmepithel aufbauen. Hierüber

sagt Patten folgendes: »The endoderm arises from any point in the blastoderm by Delamination, and this process may continue even after the blastoderm has been converted into the ventral plate«, l. c. p. 574 und weiter: »The inner layer or splanchnic mesoderm extends over and encloses the yolk, with its muscular layer before the yolk or endoderm cells have formed the epithelial lining of the stomach«, l. c. p. 584. Bei *Neophalax* sollen wir also nach Patten einem Stadium begegnen, wo die Begrenzung des Dotters nur von Mesodermzellen gebildet ist, und darauf deuten auch seine Abbildungen Pl. XXXVI c. Fig. 39, 40 u. 42; hier sind aber die den Dotter begrenzenden Zellen in 2 Schichten deutlich angeordnet, und nach innen von denselben sieht man Dotterkerne, die sich stellenweise den beiden Zellschichten stark genähert haben. Im Prinzip ganz übereinstimmende Bilder habe ich auch bei *Sialis* erhalten, aber in einer andern Weise deuten müssen, so nämlich, daß die innere Schicht entodermal, die äußere mesodermal ist und das Epithel bzw. die Muskelschicht des Mitteldarmes repräsentiert. Was hier bei oberflächlicher Beobachtung eine Schwierigkeit bietet, ist, daß die beiden Zellschichten stark abgeplattet und einander auch sonst ziemlich ähnlich sind (vgl. Fig. 8 u. 9). Wie aus der Fig. 8 hervorgeht, liegen die »Dotterkerne« öfters in der unmittelbaren Nähe der Wand des Mitteldarmes; dies ist aber ganz natürlich, da der Dotter fortwährend in Segmente oder Zellen mit je einem Kern zerlegt ist und kann gar nicht als Beweis für die Richtigkeit der Auffassung Pattens hervorgehoben werden. Übrigens bilden die Dotterkerne, nachdem sie sich nebst umgebendem Plasma voneinander abgegrenzt haben, bei *Sialis* nie eine zusammenhängende Schicht um den Dotter, wie es nach Patten der Fall sein soll. Dies ist ja aber bei *Neophalax* sonst gar nicht ausgeschlossen, indem wir solchen Vorgängen sowohl bei den Isoptera als bei Repräsentanten der Orthoptera (Heymons, 1895) begegnet sind. Dann ist aber immer ein wahres Mitteldarmepithel schon vorhanden und hat nichts mit diesen Dotterzellen zu tun. Wenn ich aus den Verhältnissen bei *Sialis* auch für *Neophalax* etwas auszusprechen wage, habe ich das Recht zu glauben, daß die das Mitteldarmepithel bildenden »Dotterzellen« in der Tat das wahre Mitteldarmepithel ist, dessen Zellen nicht länger abgeplattet, sondern kubisch geworden sind, ähnlich wie wir es bei den *Sialis*-Larven haben beobachten können. Diesem Erklärungsversuch gemäß finden wir auch in Pl. XXXVI c, Fig. 24 u. 30, Patten, die Wand des Mitteldarmes nur aus zwei Zellschichten aufgebaut, obschon wir drei erwarten könnten (vgl. Patten, Pl. XXXVI c, Fig. 39, 40, 42). Hier sollten dann die Dotterkerne oder Dotterzellen wie bei *Sialis* in Degeneration begriffen sein.

Für seine Auffassung hinsichtlich der Bildung des Mitteldarmes

kann nun Patten in der Arbeit Heymons (1897) über *Lepisma saccharina* und Tschuproff (1904) über die Libellen eine Stütze erhalten, indem Heymons und Tschuproff im Prinzip zu denselben Resultaten gekommen sind. Ich habe jedoch mehrmals auf die Möglichkeit hingewiesen, daß die Auffassungen der beiden genannten Forscher nicht richtig sind, und ich glaube, daß *Neophalax* hinsichtlich der Mitteldarmbildung im Prinzip nichts Neues darbietet.

Die Malpighischen Gefäße, die in gewöhnlicher Weise entstehen, sind bei *Sialis* langgestreckte Bildungen, die nach vorn und hinten ziehen. Sie enthalten schon am Ende der Embryonalzeit zahlreiche gelbbraune Concrementkörnchen, die die Gefäße sofort ersichtlich machen.

Stockholm, im August 1915.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- Blochmann (1887), Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrbuch Bd. XII.
- Heymons (1895), Die Embryonalentwicklung von Dermaptera und Orthoptera. Jena.
- (1897), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII.
- Holmgren (1908), Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar Bd. 44.
- Nusbaum u. Fulinski (1906), Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllo-dromia germanica*. Zool. Anz. Bd. XXX.
- — (1909), Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei *Gryllotalpa vulgaris*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII.
- Patten (1884), The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. Micr. Science Vol. XXIV.
- Philipstschenko (1912), Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII.
- Strindberg (1913), Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI.
- (1914), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Orthopteren. *Dixippus morosus*. Zool. Anz. Bd. XLV.
- (1914), Zur Kenntnis der Hymenopteren-Entwicklung. *Vespa vulgaris* usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXII.
- (1915), Embryologisches über *Forficula auricularia*. Zool. Anz. Bd. XLV.
- , Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Soll in der Zeitschr. f. wiss. Zool. erscheinen.
- Tichomirowa (1890), Zur Embryologie von *Chrysopa*. Biol. Centralbl. Bd. X.
- Tschuproff (1904), Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz. Bd. XXVII.